

CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜生物学特性的影响

孙倩, 张廷伟, 吕雨晴, 魏君玉, 李静静, 刘长仲*

(甘肃农业大学植物保护学院, 甘肃省农作物病虫害生物防治工程实验室, 兰州 730070)

摘要:【目的】为探明红色型豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 吸食不同 CO₂ 浓度下培育的苜蓿 *Medicago sativa* 后对其生物学特性的间接影响, 明确 CO₂ 浓度升高在豌豆蚜种群演替中的作用。【方法】在二氧化碳光照培养箱内设置 380 μL/L (对照)、550 μL/L 和 750 μL/L 3 个 CO₂ 浓度培育苜蓿幼苗并连续饲养红色型豌豆蚜 6 代, 观察分析各代蚜虫的生长发育参数、繁殖参数以及种群生命参数。【结果】CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜生物学参数具有显著影响 ($P < 0.05$)。随着 CO₂ 浓度升高、世代数目增加, 各处理红色型豌豆蚜若蚜历期明显延长、成蚜期显著缩短、平均产蚜量明显降低。而且, 在同一世代中, 随着 CO₂ 浓度升高, 豌豆蚜净增殖率 R_0 、内禀增长率 r_m 和周限增长率 λ 均降低, 而平均世代周期 T 先缩短后延长。与对照相比, 在 750 μL/L CO₂ 浓度下, 净增殖率最大下降为同世代的 7.71%, 内禀增长率最大降低为同世代的 34.57%, 周限增长率最大降低为同世代的 84.39%。【结论】大气 CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜种群数量产生不利的影响, 且随世代数的增加影响越显著。

关键词: 豌豆蚜; CO₂ 浓度; 苜蓿; 生命表; 繁殖率; 种群参数

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2018)08-0968-08

Effects of CO₂ enrichment on the biological characteristics of the red morph of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae)

SUN Qian, ZHANG Ting-Wei, LÜ Yu-Qing, WEI Jun-Yu, LI Jing-Jing, LIU Chang-Zhong* (Biocontrol Engineering Laboratory of Crop Diseases and Pests of Gansu Province, College of Plant Protection, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: 【Aim】To reveal the biological characteristics of the red morph of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* after feeding on *Medicago sativa* seedlings cultivated under different CO₂ concentrations, and to verify the population succession of this insect under elevated CO₂ concentration. 【Methods】Red pea aphids were reared on *M. sativa* seedlings under three CO₂ concentrations [380 (CK), 550 and 750 μL/L] in CO₂ gradient chamber for six consecutive generations, and the growth parameters, reproductive parameters and population life parameters for each generation were observed and analyzed. 【Results】The elevated CO₂ concentrations presented significant effects on the biological parameters of red pea aphids ($P < 0.05$). With the increase of CO₂ concentration and the number of generations of the pea aphid, the developmental duration of red pea aphids was significantly prolonged, whereas the adult longevity was significantly shortened and the mean fecundity significantly decreased ($P < 0.05$). Moreover, with the increase of CO₂ concentration, the net reproductive rate (R_0), intrinsic increase rate (r_m) and finite increase rate (λ) of the same generation were all decreased, while the generation time (T) was shortened and then extended. The maximum net reproductive rate, intrinsic increase rate and finite increase rate in the pea aphid reared on *M. sativa* seedlings under 750 μL/L CO₂ concentration were decreased by 7.71%, 34.57% and 84.39% respectively, as compared with the

基金项目: 国家自然科学基金项目(31660522)

作者简介: 孙倩, 女, 1990 年 12 月生, 甘肃兰州人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生态, E-mail: 15002552924@139.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: liuchzh@gsau.edu.cn

收稿日期 Received: 2018-02-01; 接受日期 Accepted: 2018-04-25

control. 【Conclusion】 The elevated atmospheric CO₂ concentration presents negative effects on the population of the red morph of the pea aphid, which are more significant with the increase of generations.

Key words: *Acyrtosiphon pisum*; CO₂ concentration; alfalfa; life table; reproductive rate; population parameters

由于人类大量开采使用石油、煤炭、天然气等化石燃料,加之地球植被破坏导致当前大气 CO₂ 浓度急剧上升(方精云等, 2001)。1990 年 IPCC 联合国政府间气候变化专门委员会《第一次评估报告》中指出工业革命前大气中 CO₂ 浓度为 280 $\mu\text{L/L}$,且每年以 1.9 $\mu\text{L/L}$ 的速度上升,至 2005 年达到 379 $\mu\text{L/L}$,到 2100 年 CO₂ 浓度将增加到 550 $\mu\text{L/L}$ 。大气 CO₂ 浓度的升高不但加速全球变暖的进程(Goto 和张立军, 1989)、海平面上升(唐永奎等, 1993)、气候异常(苏宏琛等, 2009; 郭晖等, 2013),而且还将影响地球上动植物的生存和分布(Lindroth *et al.*, 1995; Dury *et al.*, 1998; Bezemer and Jones, 1998; Wu *et al.*, 2006b; 姜帅等, 2013),从而对整个生态系统产生深远影响(许振柱等, 2005)。

冯利(2008)研究发现,CO₂ 浓度升高使得高酚棉品种(美 9101)体内次生代谢物质含量增加,抗性加强,导致棉蚜 *Aphis gossypii* 发育历期显著缩短。吴刚等(2006a)采用人工饲料在不同 CO₂ 浓度(750 $\mu\text{L/L}$ vs. 370 $\mu\text{L/L}$)条件下饲养棉铃虫 *Helicoverpa armigera*,发现高 CO₂ 浓度下棉铃虫幼虫发育历期延长,取食量和排粪量显著增加,棉铃虫蛹期、成虫期、单雌产卵量、种群内禀增长率及幼虫成活率与对照无显著差异。张钧等(2001)发现随 CO₂ 浓度升高,禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* 种群持续增长。孟玲和李保平(2005)总结 14 种刺吸式口器昆虫发现,随着 CO₂ 浓度升高,4 种种群数量下降,2 种种群数量增加,8 种种群数量没有变化。Amirijami 等(2012)研究发现,高 CO₂ 浓度下饲养的甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* 内禀增长率、繁殖速率和周限增长率均显著增加,而平均世代历期与种群加倍时间降低。陈法军等(2005)研究发现,高 CO₂ 浓度对咀嚼式口器昆虫生长有利。高 CO₂ 浓度条件下,甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 幼虫数量和存活率均有所增加(Caulfield and Bunce, 1994)。李润红和刘长仲(2017)研究发现,在蚕豆 *Vicia faba* 寄主上绿色型豌豆蚜种群数量随着 CO₂ 浓度升高而减少;此外,高 CO₂ 浓度下绿色型豌豆蚜体内蛋白质、氨基酸、消化酶活力、可溶性糖和糖原含量的变化大于红色型豌豆蚜(李润红和刘长仲, 2016)。

豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum*, 属半翅目(Hemiptera)蚜科(Aphididae),是苜蓿 *Medicago sativa*、豌豆 *Pisum sativum*、蚕豆等豆科作物及牧草的重要害虫之一。豌豆蚜具有红、绿两种色型,绿色型豌豆蚜分布广泛,历史悠久,而红色型豌豆蚜于 1945 年国外首次报道(Harrington, 1945)。在我国,红色型豌豆蚜于 2004 年首次调查发现,主要分布于甘肃、宁夏、青海、新疆等地(武德功等, 2015),且近年来苜蓿田红色型豌豆蚜种群数量正在逐年上升(金娟等, 2013)。从视觉角度来说,红色型豌豆蚜较绿色型豌豆蚜具有更高的可见度,因此红色型豌豆蚜相对于具有保护色的绿色型来说,环境条件可能不利于其生存。但是,为什么红色型种群能长期存在并在一些地区持续稳定增长,这一问题值得探究。李润红等(2017)研究发现,CO₂ 浓度升高对绿色型豌豆蚜生物学具有显著影响。鉴于红色型豌豆蚜和绿色型豌豆蚜对不同寄主(杨巧燕, 2017)、紫外辐射(袁伟宁, 2016)、光周期和温度等(马亚玲, 2015; 孙小玲, 2016)环境条件的适应能力具有明显差异,而且当前关于 CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜种群数量变化的影响还未见报道,为了明确 CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜种群数量变动的影响,本研究在室内二氧化碳人工气候箱内用 3 个不同 CO₂ 浓度条件下培育的紫花苜蓿幼苗饲养红色型豌豆蚜,探究红色型豌豆蚜在 CO₂ 浓度升高后的响应机制,以期分析全球变暖后豌豆蚜的发生趋势提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试虫及供试植物

1.1.1 试虫来源:供试红色型豌豆蚜于 2017 年 5 月采自甘肃农业大学苜蓿试验基地。将无翅胎生雌蚜单头饲养在盆栽“阿尔冈金”紫花苜蓿植株上,进行单克隆系培养,用作供试虫源。饲养环境条件:温度 $24 \pm 1^\circ\text{C}$,相对湿度 $50\% \pm 10\%$,光周期 16L:8D。

1.1.2 供试植物:供试苜蓿品种“阿尔冈金”种子购买于甘肃省农业科学研究院。于 2017 年 7 月 1 日种植于 CO₂ 浓度设置为当前大气 CO₂ 浓度

($380 \pm 18 \mu\text{L/L}$, 对照)、中等浓度 ($550 \pm 27 \mu\text{L/L}$) 和高浓度 ($750 \pm 37 \mu\text{L/L}$) 的上海跃进医疗器械有限公司生产的 SPX-250-GB-CO₂ 型号二氧化碳人工气候箱中 30 d 备用。

1.1.3 试虫饲养:采用“离体叶片”饲养法(袁伟宁等, 2015)有所改动。在 9 cm 塑料培养皿盖子上用烧红的铁丝钻孔, 以方便 CO₂ 的通入。在培养皿内平铺一张滤纸, 将对照和中、高 CO₂ 浓度中培育 30 d 以上的苜蓿叶片用蘸水的棉花包裹其嫩茎后叶背面朝上放置于培养皿内。每个叶片上单头接入 1. 1. 1 节获得的红色型豌豆蚜若蚜后放入原 CO₂ 浓度人工气候箱内饲养, 获得供试的红色型豌豆蚜成虫。

1.2 不同 CO₂ 浓度对豌豆蚜生命表参数的影响

将供试的红色型豌豆蚜成虫用毛笔接于 1. 1. 2 节所述培养皿中的苜蓿叶片上待其产蚜。选取初产 6 h 内的豌豆蚜若蚜接入新的培养皿中饲养, 每皿一头试虫置于原 CO₂ 浓度人工气候箱中, 每隔 3 d 更换 1 次叶片, 每个处理饲养 60 头豌豆蚜, 重复 3 次。自进入试验之日起, 每 12 h 观察 1 次, 记录豌豆蚜的蜕皮时间和次数、产蚜数和存活情况, 并将蜕下的皮屑和多余的若蚜扫除, 直到雌蚜自然死亡为

止。每处理各重复在产蚜高峰期时各取初产若蚜 60 头, 分别接入新的培养皿以观察子代发育历期和繁殖情况。连续饲养观测 6 代。计算以下种群参数:

$$\text{净增值率 } R_0 = \sum l_x m_x;$$
$$\text{平均世代周期 } T = \sum x l_x m_x / \sum l_x m_x;$$
$$\text{内禀增长率 } r_m = \ln R_0 / T;$$
$$\text{周限增长率 } \lambda = \exp(r_m);$$
$$\text{种群加倍时间 } t = \ln 2 / r_m。$$

公式中, x 为时间间隔(d), l_x 为在 x 期开始时的存活率, m_x 为在 x 期间平均单头产蚜量。

1.3 数据分析

实验数据采用 Excel 2007 进行整理, 采用 SPSS 19.0 对世代和 CO₂ 浓度进行双因子方差分析, 对不同处理或不同世代间采用 Duncan 氏新复极差法和独立样本 T 检验分析数据的差异显著性。

2 结果

2.1 CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜龄期的影响

由表 1 可知, 在中等浓度 CO₂ (550 $\mu\text{L/L}$) 下,

表 1 CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜发育历期(d)的影响
Table 1 Effects of elevated CO₂ concentration on the developmental duration (d) of the red morph of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*

世代 Generation	CO ₂ 浓度(μL/L) CO ₂ concentration	1 龄若虫 1st instar nymph	2 龄若虫 2nd instar nymph	3 龄若虫 3rd instar nymph	4 龄若虫 4th instar nymph	若虫期 Nymphal stage	成虫期 Adult stage
F ₀	380(CK)	1.63 ± 0.05 Aa	1.81 ± 0.05 ABa	1.74 ± 0.01 Aa	2.08 ± 0.20 Aa	7.27 ± 0.24 Aa	21.15 ± 0.97 Aa
	550	1.63 ± 0.08 Ad	1.91 ± 0.07 Abc	1.61 ± 0.12 Ac	2.11 ± 0.10 Ab	7.26 ± 0.21 Acd	21.15 ± 0.97 Aa
	750	1.76 ± 0.07 Acd	1.64 ± 0.13 Bc	1.63 ± 0.05 Acd	2.04 ± 0.04 Ab	7.07 ± 0.08 Ac	19.67 ± 1.59 Aa
F ₁	380 (CK)	1.53 ± 0.05 Ba	1.75 ± 0.13 Aa	1.75 ± 0.11 Aa	2.05 ± 0.05 Aa	7.08 ± 0.15 Aa	20.33 ± 0.85 Aa
	550	1.67 ± 0.04 Ad	1.73 ± 0.14 Abc	1.72 ± 0.16 Ac	2.06 ± 0.10 Ab	7.17 ± 0.22 Acd	20.33 ± 0.85 Aa
	750	1.73 ± 0.05 Acd	1.69 ± 0.09 Abc	1.70 ± 0.08 Acd	2.02 ± 0.04 Ab	7.13 ± 0.14 Ac	18.37 ± 0.64 Ba
F ₂	380 (CK)	1.58 ± 0.03 Aa	1.79 ± 0.05 Aa	1.71 ± 0.02 Ba	2.05 ± 0.08 Aa	7.12 ± 0.10 Aa	20.73 ± 1.28 Aa
	550	1.51 ± 0.10 Ad	1.66 ± 0.02 Bc	1.79 ± 0.05 Abc	1.93 ± 0.16 Ab	6.89 ± 0.14 Ad	18.67 ± 2.46 Aa
	750	1.62 ± 0.10 Ad	1.72 ± 0.09 ABbc	1.73 ± 0.03 ABcd	1.99 ± 0.04 Ab	7.05 ± 0.09 Ac	18.44 ± 1.79 Aa
F ₃	380 (CK)	1.64 ± 0.04 Ba	1.81 ± 0.05 Aa	1.74 ± 0.04 Aa	2.03 ± 0.09 Aa	7.21 ± 0.05 Aa	20.73 ± 2.36 Aa
	550	1.90 ± 0.13 Ac	1.82 ± 0.09 Abc	1.78 ± 0.09 Abc	2.10 ± 0.07 Ab	7.59 ± 0.21 Ac	20.53 ± 1.05 Aa
	750	1.87 ± 0.14 Ac	1.89 ± 0.17 Abc	2.02 ± 0.23 Abc	2.14 ± 0.13 Ab	7.92 ± 0.57 Ac	18.11 ± 1.39 Aa
F ₄	380 (CK)	1.54 ± 0.06 Ba	1.78 ± 0.06 Aa	1.79 ± 0.06 Ba	2.15 ± 0.06 Ba	7.24 ± 0.10 Ba	20.48 ± 1.47 Aa
	550	2.56 ± 0.06 Ab	2.00 ± 0.13 Ab	2.13 ± 0.27 ABb	2.74 ± 0.31 ABa	9.42 ± 0.47 Ab	20.40 ± 1.49 Aa
	750	2.48 ± 0.13 Ab	2.17 ± 0.41 Ab	2.33 ± 0.29 Ab	3.08 ± 0.45 Aa	10.06 ± 1.01 Ab	16.19 ± 3.90 Aa
F ₅	380 (CK)	1.62 ± 0.10 Ca	1.79 ± 0.22 Ba	1.73 ± 0.04 Ba	2.07 ± 0.06 Ca	7.20 ± 0.13 Ca	21.60 ± 2.15 Aa
	550	2.76 ± 0.12 Ba	2.64 ± 0.31 Aa	2.87 ± 0.32 Aa	2.98 ± 0.25 Ba	11.25 ± 0.17 Ba	18.58 ± 1.37 ABa
	750	3.04 ± 0.12 Aa	2.87 ± 0.40 Aa	3.13 ± 0.22 Aa	3.41 ± 0.12 Aa	12.45 ± 0.48 Aa	16.02 ± 2.50 Ba

表中数据为平均值 ± 标准差;数据后不同小写字母表示同一 CO₂ 浓度不同世代之间差异显著 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示同一世代不同 CO₂ 浓度处理之间差异显著 ($P < 0.05$) (Duncan 氏新复极差法);表 3 和 4 同。Data in the table are mean ± SD. Different small letters following the data show significant difference among different generations under the same CO₂ concentration at the 0.05 level, while different capital letters show significant difference in the same generation among different CO₂ concentrations at the 0.05 level (Duncan's new multiple range test). The same for Tables 3 and 4.

F₁, F₃, F₄ 和 F₅ 代 1 龄若虫期比对照 (CO₂ 浓度 380 μL/L) 分别延长 0.14, 0.26, 1.02 和 1.14 d, 高浓度 CO₂ (750 μL/L) 下比对照分别延长 0.20, 0.23, 0.94 和 1.42 d, 差异显著 ($P < 0.05$); 中、高 CO₂ 浓度下, 母代 (F₀) 和 F₂ 代 1 龄若虫期虽有延长但差异不显著 ($P > 0.05$), 这可能是由于 CO₂ 对豌豆蚜有世代累积的效应。在中等浓度 CO₂ 下, F₂ 代 2 龄若虫期比对照缩短 0.13 d, F₅ 代 2 龄若虫期延长 0.85 d, 高浓度 CO₂ 下只有 F₅ 代 2 龄若虫期显著延长 (1.08 d), 其他各世代的 2 龄若虫期与对照无显著差异 ($P > 0.05$)。在中等浓度 CO₂ 下, F₂ 和 F₅ 代 3 龄若虫期分别延长 0.08 和 1.14 d; 高浓度 CO₂ 下, F₄ 和 F₅ 代 3 龄若虫期分别延长 0.54 和 1.40 d ($P < 0.05$)。在中等浓度 CO₂ 下, F₅ 代 4 龄若虫期比对照显著延长 (0.91 d), 高浓度 CO₂ 下 F₄ 和 F₅ 代 4 龄若虫期分别比对照延长 0.93 和 1.34 d, 与对照差异显著 ($P < 0.05$)。

随着 CO₂ 浓度的升高, F₀ – F₂ 代若虫期无显著变化 ($P > 0.05$), 从 F₄ 代开始若虫期延长, 中、高浓度 CO₂ 下, F₄ 代若虫期比对照分别延长 2.18 和

4.05 d, F₅ 代若虫期比对照分别延长 2.82 和 5.25 d, 差异显著 ($P < 0.05$), 且随着 CO₂ 浓度的增加和世代累积效应, 差异越来越大。在中、高浓度 CO₂ 下, F₅ 代成虫期比对照显著缩短 3.02, 5.58 d ($P < 0.05$), 其他各世代随着 CO₂ 浓度升高成蚜期缩短, 但无显著差异 ($P > 0.05$)。

当 CO₂ 浓度升高为 550 μL/L 时, F₃ 和 F₄ 和 F₅ 代 1 龄若虫期比母代分别延长 0.27, 0.93 和 1.13 d, F₅ 代 2 龄若虫期比母代延长 0.73 d, 差异显著 ($P < 0.05$)。F₀ – F₃ 代 3 和 4 龄若虫均无显著性差异 ($P > 0.05$), F₄ – F₅ 代 3 和 4 龄若虫显著长于母代 ($P < 0.05$)。当 CO₂ 浓度升高为 750 μL/L 时, F₄ – F₅ 代若虫期显著长于母代 ($P < 0.05$)。中、高浓度 CO₂ 下成虫期无显著差异 ($P > 0.05$)。

由表 2 可知, 世代因子对红色型豌豆蚜若虫期有极显著影响, CO₂ 浓度因子对各发育历期均有极显著影响 ($P < 0.01$)。CO₂ 浓度和世代的交互作用对红色型豌豆蚜各发育历期均有极显著影响 ($P < 0.01$), 但对成虫期无显著影响。

表 2 CO₂ 浓度、世代、以及它们的交互作用对红色型豌豆蚜发育历期影响的两因子方差分析结果

Table 2 Two-factor ANOVA results for effects of CO₂ concentration, generation and CO₂ concentration × generation interaction on developmental duration of the red morph of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*

各龄期发育历期 Developmental duration of different instars and stages	世代 Generation		CO ₂ 浓度 (μL/L) CO ₂ concentration		CO ₂ 浓度 × 世代 CO ₂ concentration × Generation	
	F	P	F	P	F	P
1 龄若虫 1st instar nymph	1.72	0.15	69.65	<0.01 **	14.76	<0.01 **
2 龄若虫 2nd instar nymph	1.55	0.20	10.95	<0.01 **	9.28	<0.01 **
3 龄若虫 3rd instar nymph	2.11	0.08	34.19	<0.01 **	15.35	<0.01 **
4 龄若虫 4th instar nymph	2.87	0.03 *	44.59	<0.01 **	19.43	<0.01 **
若虫期 Nymphal stage	4.31	<0.01 **	79.75	<0.01 **	31.19	<0.01 **
成虫期 Adult stage	0.47	0.80	26.41	<0.01 **	1.18	0.34

* 差异显著 Significantly different ($P < 0.05$); ** 差异极显著 Extremely significantly different ($P < 0.01$). 表 5 同 The same for Table 5.

2.2 CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜繁殖力的影响

由表 3 可知, 红色型豌豆蚜繁殖力随 CO₂ 浓度升高, 各世代平均产蚜量均下降。在中等浓度 CO₂ 下, 各世代的产蚜量比同世代对照减少了 11.63% ~ 77.26%, 差异显著 ($P < 0.05$)。高浓度 CO₂ 下, F₀ 和 F₁ 代的平均产蚜量比中等浓度下分别减少了 14.97% 和 22.60%, 与对照相比, 各世代平均产蚜量减少了 24.80% ~ 83.00%, 差异显著 ($P < 0.05$)。

同一 CO₂ 浓度下, 不同世代间平均产蚜量随世代增加而减少。中等浓度 CO₂ 下 F₂ – F₅ 代平均产蚜量比母代减少 26.91% ~ 73.69%。高浓度 CO₂ 下各子代平均产蚜量比母代减少 15.60% ~ 76.89%, 差异均显著 ($P < 0.05$)。

表 3 CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜繁殖力的影响

Table 3 Effects of elevated CO₂ concentration on reproduction of the red morph of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*

世代 Generation	不同 CO ₂ 浓度下平均产蚜量 Mean fecundity of nymphs under different CO ₂ concentrations		
	380 μL/L	550 μL/L	750 μL/L
F ₀	73.30 ± 3.55 Aa	64.78 ± 5.66 Ba	55.12 ± 1.44 Ca
F ₁	77.47 ± 2.98 Aa	60.10 ± 4.39 Ba	46.52 ± 1.07 Cb
F ₂	74.80 ± 6.39 Aa	47.35 ± 2.22 Bb	38.67 ± 4.95 Bc
F ₃	71.97 ± 4.03 Aa	41.05 ± 4.73 Bb	40.62 ± 1.71 Bc
F ₄	76.60 ± 3.10 Aa	25.14 ± 3.70 Bc	21.46 ± 2.58 Bd
F ₅	74.98 ± 6.41 Aa	17.05 ± 3.67 Bd	12.74 ± 1.58 Be

2.3 CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜生命参数的影响

CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜净增殖率有一定影响。由表 4 可知,随着 CO₂ 浓度逐渐升高,红色型豌豆蚜母代净增殖率逐渐降低,最大降低 24.80%,与对照差异显著($P < 0.05$)。同一世代中,随着 CO₂ 浓度逐渐升高,净增殖率逐渐降低。中等浓度 CO₂ 下,净增殖率降低为同时期对照的 14.91% ~ 88.38%。高浓度 CO₂ 下影响最显著,净增殖率降低为同时期对照的 7.71% ~ 75.20%,差异显著($P < 0.05$)。同一 CO₂ 浓度下,随着世代增加净增殖率呈现降低趋势。中等浓度 CO₂ 下除 F₁ 代净增殖率降低但没有显著差异外,其余子代 F₂ - F₅ 代分别为 48.93, 41.05, 17.60 和 11.08,降低为 F₀ 代的 17.10% ~ 75.53%,与同浓度母代差异显著($P < 0.05$)。高浓度 CO₂ 下降低为 F₀ 代的 10.40% ~ 87.86%,差异显著($P < 0.05$),这说明随着 CO₂ 浓度的升高将抑制红色型豌豆蚜的繁殖。

CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜平均世代周期也

有一定影响。随着 CO₂ 浓度逐渐升高红色型豌豆蚜母代平均世代周期逐渐降低,最大降低了 6.18%,与对照差异显著($P < 0.05$)。同一世代随着 CO₂ 浓度逐渐升高平均世代周期先缩短后延长。中、高浓度 CO₂ 下 F₀ - F₃ 代平均世代周期呈现缩短趋势。其中中、高浓度 CO₂ 下 F₂ 代的平均世代周期分别缩短为同时期对照的 90.20% 和 93.90%。中、高浓度 CO₂ 下 F₄ 代的平均世代周期比同时期对照分别延长 15.43% 和 14.91%,F₅ 代的平均世代周期比同时期对照分别延长 19.11% 和 15.15%,差异显著($P < 0.05$)。同一 CO₂ 浓度下,随着世代增加,平均世代周期先缩短后延长。中等浓度 CO₂ 下,以 F₂ 代平均世代周期缩短最为显著,缩短为 F₀ 代的 90.03%,随后平均世代周期逐渐延长,以 F₅ 代延长最为显著,比 F₀ 代延长 19.02%,差异显著($P < 0.05$)。高浓度 CO₂ 下 F₄ 和 F₅ 代的平均世代周期开始逐渐延长,比 F₀ 代分别延长 20.70%, 22.66%,差异显著($P < 0.05$)。

表 4 CO₂ 浓度升高对红色型豌豆蚜生命表参数的影响
Table 4 Effects of elevated CO₂ concentration on life table parameters of the red morph of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*

世代 Generation	CO ₂ 浓度(μL/L) CO ₂ concentration	净增殖率 Net reproductive rate R_0	平均世代周期(d) Generation time T	内禀增长率 Intrinsic rate of increase r_m	周限增长率 Finite rate of increase λ	种群加倍时间(d) Population doubling time t
F ₀	380 (CK)	73.30 ± 3.55 Aa	16.84 ± 0.26 Aa	0.2551 ± 0.0066 Aca	1.2936 ± 0.0085 Aa	2.65 ± 0.12 Aa
	550	64.78 ± 5.66 Ba	16.25 ± 0.40 Bc	0.2566 ± 0.0069 Aa	1.2925 ± 0.0090 Aa	2.70 ± 0.07 Ac
	750	55.12 ± 1.44 Ca	15.80 ± 0.12 Bb	0.2537 ± 0.0022 Aa	1.2888 ± 0.0029 Aa	2.73 ± 0.02 Ac
F ₁	380 (CK)	77.47 ± 2.98 Aa	15.83 ± 0.36 Aa	0.2669 ± 0.0062 Aa	1.3114 ± 0.0081 Aa	2.54 ± 0.06 Ba
	550	60.02 ± 6.25 Ba	15.72 ± 0.22 Ac	0.2602 ± 0.0076 ABa1	2.973 ± 0.0099 ABa	2.67 ± 0.08 ABc
	750	48.43 ± 3.00 Cb	15.34 ± 0.34 Ab	0.2529 ± 0.0047 Ba	1.2877 ± 0.0060 Ba	2.74 ± 0.05 Ac
F ₂	380 (CK)	74.30 ± 5.83 Aa	16.22 ± 0.69 Aa	0.2656 ± 0.0073 Aa	1.3043 ± 0.0095 Aa	2.61 ± 0.07 Aa
	550	48.93 ± 2.24 Bb	14.63 ± 0.33 Bd	0.2660 ± 0.0077 Aa	1.3047 ± 0.0101 Aa	2.61 ± 0.07 Ac
	750	47.35 ± 2.22 Bb	15.23 ± 0.23 Bb	0.2533 ± 0.0068 Aa	1.2883 ± 0.0087 Aa	2.74 ± 0.07 Ac
F ₃	380 (CK)	71.82 ± 3.77 Aa	16.49 ± 0.86 Aa	0.2628 ± 0.0048 Aa	1.2963 ± 0.0132 Aa	2.67 ± 0.11 Ba
	550	41.05 ± 8.16 Bb	16.36 ± 0.11 Ac	0.2262 ± 0.0117 Bb	1.2538 ± 0.0147 Bb	3.07 ± 0.16 Ac
	750	40.62 ± 1.71 Bc	15.94 ± 0.33 Ab	0.2323 ± 0.0036 Bb	1.2616 ± 0.0045 Bb	2.98 ± 0.05 Ac
F ₄	380 (CK)	76.60 ± 3.10 Aa	16.01 ± 0.46 Ba	0.2651 ± 0.0054 Aa	1.3114 ± 0.0071 Aa	2.56 ± 0.05 Ca
	550	17.60 ± 6.76 Bc	18.48 ± 0.71 Ab	0.1523 ± 0.0220 Bc	1.1647 ± 0.0255 Bc	4.62 ± 0.73 Bb
	750	10.85 ± 0.43 Bd	19.07 ± 0.76 Aa	0.1251 ± 0.0066 Bc	1.1333 ± 0.0075 Bc	5.55 ± 0.30 Ab
F ₅	380 (CK)	74.33 ± 6.38 Aa	16.83 ± 0.54 Ba	0.2560 ± 0.0082 Aa	1.2947 ± 0.0105 Aa	2.71 ± 0.09 Ca
	550	11.08 ± 2.39 Bc	19.34 ± 0.38 Aa	0.1234 ± 0.0112 Bd	1.1314 ± 0.0126 Bd	5.65 ± 0.54 Ba
	750	5.73 ± 1.60 Be	19.38 ± 0.77 Aa	0.0885 ± 0.0113 Cd	1.0926 ± 0.0124 Cd	7.92 ± 1.05 Aa

CO₂ 浓度升高红色型豌豆蚜的内禀增长率、周限增长率均降低。随着 CO₂ 浓度逐渐升高,红色型豌豆蚜母代内禀增长率、周限增长率与对照差异均

不显著($P > 0.05$)。同一世代中等浓度 CO₂ 下,红色型豌豆蚜 F₃ - F₅ 代内禀增长率降低为同时期对照的 48.20% ~ 86.07%,周限增长率降低为同时期

对照的 87.39% ~ 96.72%, 差异显著 ($P < 0.05$)。高浓度 CO₂ 下, 除 F₀ 和 F₂ 代外, 其他各世代内禀增长率显著降低为同时期对照的 34.57% ~ 94.75%, 周限增长率降低为同时期对照的 84.39% ~ 98.19%, 差异显著 ($P < 0.05$)。同一 CO₂ 浓度下, 随着世代增加, F₃ 代内禀增长率和周限增长率开始呈现降低趋势。中等浓度 CO₂ 下, 到 F₅ 代时内禀增长率达到最低值 0.1234, 降低为 F₀ 代的 48.09%, 周限增长率 F₅ 代达到最低值 1.1314, 降低为 F₀ 代的 87.54%, 差异显著 ($P < 0.05$)。高浓度 CO₂ 下,

内禀增长率下降更快, F₅ 代内禀增长率下降到 0.0885, 降低为 F₀ 代的 34.88%, 周限增长率下降到 1.0926, 降低为 F₀ 代的 84.78%, 差异显著 ($P < 0.05$)。说明 CO₂ 浓度升高不利于红色型豌豆蚜的繁殖和种群数量的增长。

由表 5 可知, 世代因子对红色型豌豆蚜周限增长率、种群加倍时间有极显著影响, CO₂ 浓度因子对生命表参数均有极显著差异 ($P < 0.01$)。CO₂ 浓度和世代的交互作用对红色型豌豆蚜各生命表参数均有极显著影响。

表 5 CO₂ 浓度、世代以及它们的交互作用对红色型豌豆蚜生命表参数影响两因子方差分析结果

Table 5 Two-factor ANOVA results for effects of CO₂ concentration, generation and CO₂ concentration × generation interaction on life table parameters of the red morph of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*

生命表参数 Life table parameters	世代 Generation		CO ₂ 浓度 (μL/L) CO ₂ concentration		CO ₂ 浓度 × 世代 CO ₂ concentration × Generation	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
净增殖率 Net reproductive rate <i>R</i> ₀	0.84	0.53	134.88	<0.01 **	6.55	<0.01 **
平均世代周期 Generation time <i>T</i>	2.52	0.04 *	4.25	<0.01 **	13.68	<0.01 **
内禀增长率 Intrinsic rate of increase <i>r</i> _m	3.52	0.01 *	114.19	<0.01 **	27.33	<0.01 **
周限增长率 Finite rate of increase <i>λ</i>	3.53	0.01 **	109.40	<0.01 **	24.54	<0.01 **
种群加倍时间 Population doubling time <i>t</i>	10.23	<0.01 **	160.28	<0.01 **	55.55	<0.01 **

3 结论与讨论

CO₂ 浓度升高, 不仅可以通过呼吸代谢和共生菌对蚜虫产生直接影响, 而且植物组织内 C/N 比增加、氨基酸的含量和组成、营养物质、次生代谢物质改变, 造成以其为食的昆虫生理生化与繁殖的间接影响。以往的学者们大多研究 CO₂ 浓度升高下昆虫的短期实验 (一个虫态或一个世代) 或 CO₂ 浓度升高对昆虫的间接影响 (CO₂ 只影响寄主植物)。本研究通过连续饲养多代红色型豌豆蚜, 计算其各龄期发育天数、平均产蚜量以及生命参数, 能更全面地反映未来大气 CO₂ 浓度升高的情况下豌豆蚜的发生发展趋势。

大量研究证明 CO₂ 浓度升高对咀嚼式口器的昆虫产生不利的影响 (Chen *et al.*, 2005; 吴刚等, 2006a; Yin *et al.*, 2010)。而刺吸式昆虫对 CO₂ 浓度升高后的反应却不尽相同, Salt 等 (1996) 在高浓度 CO₂ 条件下饲养两种蚜虫表现出种群数量增加; Lesley 和 Bazzaz (2010) 研究 CO₂ 浓度升高对 5 种蚜虫与植物关系的影响, 发现 1 种蚜虫数量增加, 1 种蚜虫下降, 对其余 3 种蚜虫没有影响; Newman

(2003) 通过模型分析表明, 对 CO₂ 浓度升高蚜虫种群数量表现出上升、下降和无明显反应 3 种类型, 是由于寄主植物组织内氮营养的需求和对蚜虫种群密度大小的反应敏感程度决定的。

豌豆蚜作为刺吸式口器的代表, 是紫花苜蓿种植区的优势害虫, 通过取食植物韧皮部汁液造成严重危害, 并且其分泌的蜜露可以引起叶片霉病, 影响牧草质量 (武德功等, 2012)。本研究发现豌豆蚜吸食高浓度 CO₂ 下培育的苜蓿植物后发育历期、平均世代周期 (*T*) 均延长, 平均产蚜量、净增殖率 (*R*₀)、内禀增长率 (*r*_m)、周限增长率 (*λ*) 均减小, 说明红色型豌豆蚜的种群数量随着 CO₂ 浓度升高而下降, 故推测未来大气 CO₂ 浓度升高后红色型豌豆蚜不会发生大暴发。这符合碳氮营养平衡假说 (carbon nutrient balance hypothesis, CNBH) (Bryant *et al.*, 1983), 该假说认为植物化学防御物质的产生受组织内可利用的碳、氮营养物质的限制。苜蓿光合作用的提高和组织内含氮量的降低, 会导致含碳的化学防御物质如酚类和单宁增加, 含氮的化学防御物质如生物碱类降低 (Agrell *et al.*, 2004; 翟晓滕等, 2016)。因此当豌豆蚜取食高浓度 CO₂ 下培育的苜蓿时, 由于含碳化学防御物质的增加和组织中氮含

量的降低,导致昆虫的发育延缓,死亡率增加。李润红和刘长仲(2017)在不同 CO₂ 浓度下饲养 3 代红色型豌豆蚜发现其发育历期缩短,初产若蚜体重和成蚜体重增加,各世代净增殖率(R_0)增大,平均世代周期(T)延长,内禀增长率(r_m)和周限增长率(λ)减小,与本研究得出的结论——净增殖率(R_0)减小稍有出入,可能是因为昆虫对 CO₂ 浓度升高存在“植物-昆虫”特性(解海翠等, 2013),即同一种蚜虫在吸食不同寄主植物时其反应也不尽相同。Awmack 等(1997)发现 CO₂ 浓度升高使取食冬小麦的麦长管蚜 *Sitobion avenae* 的产卵期提前,繁殖力提高。Diaz 等(1998)却发现麦长管蚜取食 4 种禾本科草本植物后,其生长发育没有变化。

本研所得数据均是在实验室条件下获得的,仅研究了红色型豌豆蚜在 CO₂ 浓度升高的间接影响下种群参数指标的变化,其发育历期、平均世代周期(T)延长,平均产蚜量、净增殖率(R_0)、内禀增长率(r_m)和周限增长率(λ)均减小,对 CO₂ 浓度升高后豌豆蚜产生负作用的生理生化指标探究尚不明确,但仍然可以为豌豆蚜在未来大气环境下是否暴发提供一定的理论依据。若要明确豌豆蚜在高 CO₂ 浓度下的种群演替还需从 DNA、RNA、酶类、糖类及蛋白方面做进一步研究。

参考文献 (References)

- Agrell J, Anderson P, Oleszek W, Stochmal A, Agrell C, 2004. Combined effects of elevated CO₂ and herbivore damage on alfalfa and cotton. *J. Chem. Ecol.*, 30(11): 2309–2324.
- Amirjani AR, Sadeghi H, Shoor M, 2012. The performance of *Brevicoryne brassicae* on ornamental cabbages grown in CO₂-enriched atmospheres. *J. Asia-Pac. Entomol.*, 15(2): 249–253.
- Awmack C, Harrington R, Leather S, 1997. Host plant effects on the performance of the aphid *Aulacorthum solani* (Kalt.) (Homoptera: Aphididae) at ambient and elevated CO₂. *Global Change Biol.*, 3(6): 545–549.
- Bezemer TM, Jones TH, 1998. Plant-insect herbivore interactions in elevated atmospheric CO₂: quantitative analyses and guild effects. *Oikos*, 82(2): 212–222.
- Bryant JP, Chapin FS, Klein DR, 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40(3): 357–368.
- Caulfield F, Bunce JA, 1994. Elevated atmospheric carbon dioxide concentration affects interactions between *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae and two host plant species outdoors. *Environ. Entomol.*, 23(4): 999–1005.
- Chen FJ, Wu G, Feng G, Parajulee MN, Shrestha RB, 2005. Effects of elevated CO₂ and transgenic Bt cotton on plant chemistry, performance, and feeding of an insect herbivore, the cotton bollworm. *Entomol. Exp. Appl.*, 115(2): 341–350.
- Chen FJ, Wu G, Ge F, 2005. Impacts of elevated CO₂ on the growth, development and reproduction of cotton aphid *Aphis gossypii* (Glover). *Acta Ecol. Sin.*, 25(10): 2601–2607. [陈法军, 吴刚, 戈峰, 2005. 大气 CO₂ 浓度升高对棉蚜生长发育和繁殖的影响及其作用方式. 生态学报, 25(10): 2601–2607]
- Diaz S, Fraser LH, Grime JP, Falczuk V, 1998. The impact of elevated CO₂ on plant-herbivore interactions: experimental evidence of moderating effects at the community level. *Oecologia*, 117(1–2): 177–186.
- Dury SJ, Jeg G, Perrins CM, Buse A, Kaye T, 1998. The effects of increasing CO₂ and temperature on oak leaf palatability and the implications for herbivorous insects. *Global Change Biol.*, 4(1): 55–61.
- Fang JY, Piao SL, Zhao SQ, 2001. The carbon sink: the role of the middle and high latitudes terrestrial ecosystems in the northern hemisphere. *Chin. J. Plant Ecol.*, 25(5): 594–602. [方精云, 朴世龙, 赵淑清, 2001. CO₂ 失汇与北半球中高纬度陆地生态系统的碳汇. 植物生态学报, 25(5): 594–602]
- Feng L, 2008. Impacts of Elevated CO₂ on the Interaction among Tri-trophic System: Cotton, *Aphis gossypii* Glover and *Lysiphlebia japonica* Ashmead. MSc Thesis, Hunan Agricultural University, Changsha. [冯利, 2008. 大气 CO₂ 浓度升高对“棉花-棉蚜-棉蚜茧蜂”系统的影响. 长沙: 湖南农业大学硕士学位论文]
- Goto H, Zhang LJ, 1989. Global climate change due to greenhouse gases in atmosphere. *World Environ.*, (2): 9–10. [Goto H, 张立军, 1989. 大气中 CO₂ 等微量物质对全球变暖的影响. 世界环境, (2): 9–10]
- Guo H, Liu XM, Guo XL, Liu Z, Ma MM, Lyu B, Li PY, 2013. An preliminary analysis on the relationship between CO₂ concentrations and global climate change. *J. Subtrop. Resour. Environ.*, 8(2): 13–19. [郭晖, 刘秀铭, 郭雪莲, 刘值, 马明明, 吕铤, 李平原, 2013. 大气 CO₂ 浓度变化与全球气候变化关系初步探讨. 亚热带资源与环境学报, 8(2): 13–19]
- Harrington CD, 1945. Biological races of the pea aphid. *J. Econ. Entomol.*, 38(1): 12–22.
- He CG, 2004. Prevention and Control of Diseases and Pests of Alfalfa. China Agriculture Press, Beijing. 1–33. [贺春贵, 2004. 苜蓿病虫害鼠害防治. 北京: 中国农业出版社. 1–33]
- Jiang S, Ju H, Liu Q, 2013. The effects of CO₂ concentration enrichment on crops physiology. *Chin. Agric. Sci. Bull.*, (18): 11–15. [姜帅, 居辉, 刘勤, 2013. CO₂ 浓度升高对作物生理影响研究进展. 中国农学通报, (18): 11–15]
- Jin J, Wang SS, He CG, 2013. Genetic diversities of *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (pink form) populations from different geographic regions in the northwest of China. *Acta Agr. Sin.*, 21(2): 406–412. [金娟, 王森山, 贺春贵, 2013. 西北不同地理种群红色型豌豆蚜的遗传多样性. 草地学报, 21(2): 406–412]
- Lesley H, Bazzaz FA, 2010. Effects of elevated CO₂ on five plant-aphid interactions. *Entomol. Exp. Appl.*, 99(1): 87–96.
- Li RH, Liu CZ, 2016. Effects of elevated CO₂ concentration on nutrient contents and digestive enzyme activities in two color morphs of the

- pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae). *Acta Entomol. Sin.*, 59(12): 1298–1307. [李润红, 刘长仲, 2016. 高 CO₂ 浓度对两种色型豌豆蚜体内营养物质含量及消化酶活性的影响. 昆虫学报, 59(12): 1298–1307]
- Li RH, Liu CZ, 2017. Effects of elevated CO₂ on development and reproduction of green pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*). *Acta Pratacul. Sin.*, 26(3): 111–120. [李润红, 刘长仲, 2017. 大气 CO₂ 浓度升高对绿色型豌豆蚜生长发育和繁殖的影响. 草业学报, 26(3): 111–120]
- Lindroth RL, Arteel GE, Kinney KK, 1995. Responses of three saturniid species to paper birch grown under enriched CO₂ atmospheres. *Func. Ecol.*, 9(2): 306–311.
- Ma YL, 2015. Effect of the Light Intensity and Photoperiod on Biological Characteristics of Pea Aphid [*Acyrtosiphon pisum* (Harris)]. MSc Thesis, Gansu Agricultural University, Lanzhou. [马亚玲, 2015. 豌豆蚜生物学特性的光效应研究. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文]
- Meng L, Li BP, 2005. Effects of elevated carbon dioxide on insect-plant interactions. *Chin. J. Ecol.*, 24(2): 200–205. [孟玲, 李保平, 2005. 大气二氧化碳浓度升高对植物-昆虫相互关系的影响. 生态学杂志, 24(2): 200–205]
- Newman JA, Gibson DJ, Parsons AJ, Thornley JHM, 2003. How predictable are aphid population responses to elevated CO₂? *J. Anim. Ecol.*, 72(4): 556–566.
- Salt DT, Fenwick P, Whittaker JB, 1996. Interspecific herbivore interactions in a high CO₂ environment: root and shoot aphids feeding on *Cardamine*. *Oikos*, 77(2): 326–330.
- Su HC, Zhao ZJ, Hu BH, Wang XZ, 2009. Influence of increasing CO₂ concentration on northwestern pacific tropical storm climatology. *J. PLA Univ. Sci. Tech. (Nat. Sci. Ed.)*, 10(4): 403–408. [苏宏琛, 赵中军, 胡邦辉, 王学忠, 2009. CO₂ 浓度增加对西北太平洋热带风暴气候特征的影响. 解放军理工大学学报(自然科学版), 10(4): 403–408]
- Sun XL, 2016. Cumulative Effects of Temperatures on Biological Characteristics and Internal Substance of Two Colour Morphs of Pea Aphid (*Acyrtosiphon pisum* Harris) among Different Generations. MSc Thesis, Gansu Agricultural University, Lanzhou. [孙小玲, 2016. 温度对两种色型豌豆蚜连续世代生物学特性及体内物质的影响. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文]
- Tang YL, Chen GN, Cao JJ, Jiang T, 1993. The possible impact to the Pearl River Delta of global warming and sea level rise by increase in carbon dioxide in the atmosphere. *Chongqing Environ. Sci.*, 15(5): 13–17. [唐永鑫, 陈国能, 曹军建, 江涛, 1993. 大气中 CO₂ 增加引起全球变暖和海平面上升及其对珠江三角洲可能的影响. 重庆环境科学, 15(5): 13–17]
- Wu DG, Du JL, He CG, Liu CZ, 2015. Genetic diversity of *Acyrtosiphon pisum* (green form) from different geographical populations. *Chin. J. Eco-Agric.*, 23(4): 465–472. [武德功, 杜军利, 贺春贵, 刘长仲, 2015. 绿色型豌豆蚜不同地理种群的遗传多样性. 中国生态农业学报, 23(4): 465–472]
- Wu DG, Du JL, Wang SS, Hu GX, He CG, 2012. Evaluation on resistance of 4 alfalfa (*Medicago sativa*) cultivars to pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*). *Pratacul. Sci.*, 29(1): 101–104. [武德功, 杜军利, 王森山, 胡桂馨, 贺春贵, 2012. 4 个苜蓿品种对豌豆蚜的抗性评价. 草业科学, 29(1): 101–104]
- Wu G, Chen FJ, Ge F, 2006a. Direct effects of elevated CO₂ on growth, development and reproduction of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* Hübner. *Acta Ecol. Sin.*, 26(6): 1732–1738. [吴刚, 陈法军, 戈峰, 2006a. CO₂ 浓度升高对棉铃虫生长发育和繁殖的直接影响. 生态学报, 26(6): 1732–1738]
- Wu G, Chen FJ, Ge F, 2006b. Response of multiple generations of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* Hübner, feeding on spring wheat, to elevated CO₂. *J. Appl. Entomol.*, 130(1): 2–9.
- Xie HC, Cai WZ, Wang ZY, He KL, 2013. Effects of elevated atmospheric CO₂ on plant, herbivorous insect, and its natural enemy: a review. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 24(12): 3596–3602. [解海翠, 彩万志, 王振营, 何康来, 2013. 大气 CO₂ 浓度升高对植物、植食性昆虫及其天敌的影响研究进展. 应用生态学报, 24(12): 3596–3602]
- Xu ZZ, Zhou GS, Wang YH, 2005. Responses of grassland ecosystem to CO₂ enrichment and climate change. *J. Appl. Meteorol. Sci.*, 16(3): 385–395. [许振柱, 周广胜, 王玉辉, 2005. 草原生态系统对气候变化和 CO₂ 浓度升高的响应. 应用气象学报, 16(3): 385–395]
- Yang QY, 2017. Research on the Intracellular Bacterial Symbionts in *Acyrtosiphon pisum* Harris on the Interaction between Aphids and Host Plants. MSc Thesis, Gansu Agricultural University, Lanzhou. [杨巧燕, 2017. 豌豆蚜体内共生菌对蚜虫与寄主互作关系的影响研究. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文]
- Yin J, Sun Y, Wu G, Ge F, 2010. Effects of elevated CO₂ associated with maize on multiple generations of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. *Entomol. Exp. Appl.*, 136(1): 12–20.
- Yuan WN, 2016. Research on the Effects of Ultraviolet-B Stress on Pea Aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris. MSc Thesis, Gansu Agricultural University, Lanzhou. [袁伟宁, 2016. 紫外胁迫对豌豆蚜影响的研究. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文]
- Yuan WN, Lyu N, Sun XL, Liu CZ, 2015. Effects of continuous UV-B stress on biological characteristics of green pea aphid. *Chin. J. Eco-Agric.*, 23(8): 1020–1025. [袁伟宁, 吕宁, 孙小玲, 刘长仲, 2015. 连续 UV-B 胁迫对绿色型豌豆蚜生物学特性的影响. 中国生态农业学报, 23(8): 1020–1025]
- Zhai XM, Wang TM, Guan X, Zhang XB, 2016. Effect of different CO₂ concentrations on physiological responses of fall-dormant alfalfa. *Pratacul. Sci.*, 33(8): 1550–1559. [翟晓朦, 王铁梅, 关潇, 张晓波, 2016. 3 种秋眠类型苜蓿对不同 CO₂ 浓度的生理响应. 草业科学, 33(8): 1550–1559]
- Zhang J, Liu J, Wang GX, Wang YF, 2001. Effect of elevated atmospheric CO₂ concentration on *Rhopalsiphum padi* population under different soil water levels. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 12(2): 253–256. [张钧, 刘敬, 王根轩, 王亚馥, 2001. 不同土壤水分条件下 CO₂ 浓度对禾谷缢管蚜种群的影响. 应用生态学报, 12(2): 253–256]